昆虫非典型嗅觉受体 Orco 的功能和分子结构研究进展

尹淑艳[1,2]，周成刚[1]，刘庆信[2,*]
（1. 山东农业大学植物保护学院，山东泰安 271018；2. 山东农业大学发育遗传学研究室，山东泰安 271018）

摘要：嗅觉受体是参与昆虫嗅觉识别过程的一类重要蛋白。在昆虫的众多嗅觉受体中，有一类受体明显不同于其他受体，被称为 Orco。该受体基因在不同昆虫种间高度保守，且表达广泛。Orco 在昆虫嗅觉识别过程中发挥关键作用。采用基因突变或 RNAi 等技术使 Orco 基因沉默后，昆虫会出现严重的嗅觉缺陷，但 Orco 本身不与气味配体结合，它与传统嗅觉受体形成复合体 Or-Orco，促进传统嗅觉受体在神经元树突膜上的定位并维持其稳定性，提高传统嗅觉受体对气味反应的效率。昆虫嗅觉受体的结构与脊椎动物的 G 蛋白偶联受体相似，均有 7 个跨膜区，但二者的膜拓扑结构相反，昆虫嗅觉受体的 N 末端位于细胞质膜内，C 末端在细胞质膜外，Orco 与传统嗅觉受体通过保守的 C 末端区域相互作用形成一种新型的配体门控离子通道——Or-Orco 复合体。阐明 Orco 在昆虫嗅觉识别中的功能机制，可为开创基于昆虫嗅觉行为干扰的新的害虫防治措施提供基础。

关键词：昆虫；嗅觉受体；Orco；表达特征；功能；结构
中图分类号：Q966 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2013)10-1208-09

Progress in functions and molecular structure of the atypical insect olfactory receptor Orco

YIN Shu-Yan[1,2], ZHOU Cheng-Gang[1], LIU Qing-Xin[2,*] (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Laboratory of Developmental Genetics, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: Insect olfactory receptors are important proteins which are required for the insect olfactory identification process. As a receptor strikingly different from all other insect olfactory receptors, Orco is highly conserved in insect species and widely expressed. Orco plays a critical role in insect olfaction. Insects show severe olfaction defects when Orco is silenced by gene targeting or RNA interference. Orco can form heteromeric complexes by binding the conventional olfactory receptors rather than binding odorant ligands to facilitate the localization and stability of the conventional olfactory receptors in the olfactory sensory neurons (OSNs) dendrites and improve efficient odor response of conventional olfactory receptors. The structure of insect olfactory receptors is similar to the G protein-coupled receptors (GPCRs) of vertebrates with seven transmembrane regions. However, they adopt a membrane topology distinct from that of GPCRs, with their N-termini located intracellularly and C-termini located extracellularly. Orco interacts with the conventional olfactory receptors forming the Or-Orco complexes by the conserved C-terminal region wihch is a new ligand-gated ion channel. Clarifying the functional mechanism of Orco in insect olfaction recognition may provide the basis for developing a new pest control measures based on insect olfactory behavior interference.

Key words: Insect; olfactory receptor; Orco; expression characterization; function; structure

嗅觉在昆虫寻找食物、配偶、产卵和发育场所、躲避敌害等方面具有至关重要的作用，直接影响着昆虫的生存和繁衍。昆虫对气味的识别过程非常复杂，在这一过程中有多种蛋白质参与，其中，嗅觉受体（olfactory receptor 或 odorant receptor，Or）介导的气味分子与嗅觉感器内的嗅觉神经元的专一

基金项目：国家重点基础研究发展规划（"973"计划）项目（2012CB114603）；国家自然科学基金项目（31240037）；山东省海外高层次人才专项基金项目（72019）
作者简介：尹淑艳，女，1973 年生，山东莱阳人，博士，副教授，研究方向为昆虫（螨类）化学生态学，E-mail：shuyany@163.com
* 通讯作者 Corresponding author，E-mail：liuqingxin@sdau.edu.cn
收稿日期 Received：2013-05-29；接受日期 Accepted：2013-09-03

性结合是昆虫嗅觉识别的重要基础(乔奇等, 2008)。自 1999 年从黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 中鉴定出第一个嗅觉受体以来(Pennisi, 1999),目前已从多种昆虫中鉴定出了数百个嗅觉受体。昆虫的嗅觉受体分为两种不同的类型,一类是传统的嗅觉受体,是配体选择型,对普通气味和信息素起反应(Hill *et al*., 2002; Robertson *et al*., 2003; Wanner *et al*., 2007b; Engsontia *et al*., 2008),其中普通气味受体在昆虫种间的同源性很低,而信息素受体在鳞翅目蛾类昆虫中有一定的同源性(Krieger *et al*., 2004; Nakagawa *et al*., 2005; Wanner *et al*., 2007a, 2007b; Mitsuno *et al*., 2008; Miura *et al*., 2009, 2010; Patch *et al*., 2009);另一类受体明显不同于传统的嗅觉受体,被称为 Orco。该受体基因在不同昆虫种间高度保守,氨基酸序列一致性达 70% 以上(Hill *et al*., 2002; Krieger *et al*., 2003; Pitts *et al*., 2004; Jones *et al*., 2005),在成虫和幼虫的大多数嗅觉神经元中与传统嗅觉受体共表达(Vosshall *et al*., 1999, 2000; Ng *et al*., 2002; Elmore *et al*., 2003; Krieger *et al*., 2003; Larsson *et al*., 2004; Pitts *et al*., 2004)。

自 21 世纪初期以来,研究者对 Orco 基因的高度保守性及其表达的广泛性进行了深入的研究,我们对 Orco 的命名、表达特征、结构与功能等进行了综述。

1　昆虫非典型嗅觉受体 Orco 的命名

嗅觉受体 Orco 最初是从黑腹果蝇中鉴定出来的,被命名为 Or83b。此后从不同昆虫中鉴定出的 Or83b 的同源受体,分别被委以不同的名称,如地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 的 CcOr83b (Jones *et al*., 2005)、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 的 AgOr7 (Pitts *et al*., 2004)、埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 的 AaOr7 (Melo *et al*., 2004)、致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* 的 CqOR7 (Xia and Zwiebel, 2006)、西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的 AmorR2、家蚕 *Bombyx mori* 的 BmorR2、柞蚕 *Antheraea pernyi* 的 AperR2 (Krieger *et al*., 2003)、美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 的 HzOr83b (Jones *et al*., 2005)、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 的 HvirR2 (Krieger *et al*., 2003)等。传统的昆虫嗅觉受体种类多,同源性低,功能不一,而非典型嗅觉受体——果蝇的嗅觉受体 Or83b 及其同源受体的功能保守(下文详述)。为了避免混淆、便于将这方面的研究内容与非专业者进行交流,有学者(Vosshall and Hansson, 2011)提出将昆虫的嗅觉受体 Or83b 及其同源受体重新命名:该受体名称由 4 个代表昆虫种名的字母(第一个字母表示属名,后 3 个字母为种名的前 3 个字母)和 Orco (odorant receptor co-receptor 的缩写,因为它与传统嗅觉受体共表达,下文详述)组成,昆虫种名和 Orco 之间用"\"连接,如黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 和家蚕 *Bombyx mori* 的 Or83b 分别记为 Dmel\Orco 和 Bmor\Orco。目前这种命名方法,已经得到国际上众多科学家和组织的认可。判断一个新的昆虫基因组是否为 Orco 基因的标准是:Orco 是昆虫嗅觉受体超家族中的一员,在昆虫种间高度保守,与其他昆虫的 Orco 至少有 50% 的序列一致性; Orco 的 mRNA 和蛋白在多数化学感受神经元中表达; Orco 的预测蛋白比传统的嗅觉受体大,大约是 475 个氨基酸,而传统嗅觉受体大约是 400 个氨基酸(Vosshall and Hansson, 2011)。

2　昆虫非典型嗅觉受体 Orco 的表达特征

2.1　RNA 表达

采用 RT-PCR、原位杂交等技术,研究者们对多种昆虫的 Orco 基因的 RNA 表达特征进行了分析。

Larsson 等(2004)采用原位杂交分析了果蝇 Orco 的 RNA 表达特点,结果表明 Orco 仅在果蝇的嗅感神经元中表达,在味觉神经元和其他类型的细胞中均未检测到其表达。果蝇的嗅感神经元有 3 种特化的结构:幼虫的背器官、成虫的下颚须和第 3 节触角,Orco 首先在胚胎发育后期——15 期检测到,但仅在触角与下颚的复合体(含有嗅感神经元)中表达;随着发育,Orco 在幼虫前端的背器官的所有 21 个嗅感神经元中均有表达;在蛹期,Orco 首先在蛹壳形成 80 h 后(蛹的后期)的蛹的触角中检测到,与传统嗅觉受体基因开始表达的时间大约一致(Clyne *et al*., 1999; Elmore and Smith, 2001); Orco 在成虫下颚须的所有 120 个嗅感神经元和大约 70%~80% 的触角嗅感神经元中表达。由于 Orco 在不同嗅感神经元亚群中的表达水平不同,因此表达 Orco 的触角嗅感神经元的准确比例难以确定。在触角和下颚须每个有 Orco 表达的嗅感神经元中至少有 1 个传统嗅觉受体基因表达(Dobritsa *et al*., 2003; Elmore *et al*., 2003; Larsson *et al*., 2004),即

Orco 与传统嗅觉受体共表达。

其他昆虫 Orco 的表达模式与果蝇存在差异。Zwiebel 实验组基于非定量 RT-PCR 较系统地研究了冈比亚按蚊(Pitts *et al.*, 2004)、埃及伊蚊(Melo *et al.*, 2004)、致倦库蚊(Xia *et al.*, 2006)Orco 的时空表达模式。时序表达方面，冈比亚按蚊的 Orco 在幼虫、蛹、成虫期表达，胚胎期无表达，而埃及伊蚊和致倦库蚊的 Orco 表达贯穿于整个发育阶段；空间表达方面，除了在主要嗅觉器官触角、下颚须中高量表达外，在喙、足中也有表达，但致倦库蚊足中 Orco 的表达具有雄虫专一性。中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator*(张帅等, 2009)、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*(陈茜等, 2011; Dong *et al.*, 2012)的 Orco 仅在触角中特异性表达。斜纹夜蛾的胚胎期无表达，1 -6 龄幼虫期有微量表达，从蛹期开始直至1 -4 日龄的成虫期保持高的表达水平(Dong *et al.*, 2012)。在传粉榕小蜂 *Ceratosolen solmsi* 雌蜂的触角、足、腹部检测到 Orco 的表达，在 3 种非传粉榕小蜂 *Apocrypta bakeri*, *Philotrypesis pilosa* 和 *Philotrypesis* sp. 的胸部也检测到 Orco 的表达(Lu *et al.*, 2009)。Orco 在甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 雌、雄成虫的触角和喙中表达，但喙中表达量极低，其他组织中未发现表达(张逸凡等, 2011)；在瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae* 发育的各个时期都有表达，但在卵、幼虫、发育前期的蛹表达量都较低，新羽化成虫中表达量最高(申建梅等, 2011)；在丝光绿蝇 *Lucilia sericata* 的胚胎、幼虫、成虫期表达，化蛹 36 h 的蛹体内无表达，胚胎期表达水平低(Wang *et al.*, 2012)；在飞蝗 *Locusta migratoria*、沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的各龄若虫和成虫期表达，除触角外，在成虫的口器、足、翅中也有表达(Yang *et al.*, 2012)；在中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 卵、幼虫和蛹期呈低丰度表达，1 日龄及内勤蜂时期主要在触角和足中表达，且在 1 日龄的触角中表达量最高；采集蜂时期的触角、头(去除触角)、胸、腹和翅中均有较高丰度的表达(张林雅等, 2012)；在桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* 雌雄成虫触角、下颚须、喙、足、胸部、腹部均有表达(葛星等, 2013)；在厩螫蝇 *Stomoxys calcitrans* 的胚胎(22 -24 h)、幼虫、蛹、成虫期均有表达，但早期胚胎(1 -3 h)无表达(Olafson, 2013)；在厩螫蝇、西方角蝇 *Haematobia irritans* 成虫触角、下颚须、足、腹部中表达，此外在厩螫蝇的胸部也有表达，而西方角蝇的胸部无表达(Olafson, 2013)。

2.2 蛋白表达

研究者主要采用免疫组织化学技术(immunocytochemistry)对 Orco 蛋白进行组织定位。

Zwiebel 实验组检测了冈比亚按蚊、埃及伊蚊、致倦库蚊头部组织 Orco 蛋白的表达。与 RNA 表达相一致，在这 3 种蚊子的触角、下颚须和喙中均检测到了 Orco 蛋白的存在。Orco 蛋白在冈比亚按蚊触角鞭节部分，除了基部第 1 节无分布外，其他各节均有分布(Pitts *et al.*, 2004)，这不同于埃及伊蚊和致倦库蚊，二者触角的所有鞭节上均有分布(Melo *et al.*, 2004; Xia *et al.*, 2006)，但埃及伊蚊的第一鞭节仅末端 1/3 有分布(Melo *et al.*, 2004)。在蚊子触角的各类感受器中，Orco 蛋白仅分布在毛形感器中，而锥形感器中无分布。Orco 蛋白在蚊子下颚须中的表达与触角不同，抗体染色反应中，Orco 蛋白主要定位在下颚须嗅感神经元的树突中，埃及伊蚊中只有很少量的细胞体被标记(Melo *et al.*, 2004)，致倦库蚊中未见有被标记的细胞体(Xia *et al.*, 2006)，而触角中大量嗅感神经元细胞体被标记。Orco 蛋白除了在蚊子的主要嗅觉器官触角和下颚须中表达外，还在雌蚊唇瓣的神经元细胞中检测到，这与果蝇不同，果蝇的 Orco 蛋白仅在触角和下颚须的嗅感神经元细胞体和树突中表达(Vosshall *et al.*, 1999; Larsson *et al.*, 2004)。致倦库蚊唇瓣的神经元树突和细胞体均被标记，但与触角相比，被标记的细胞数量少得多，通过 SEM 可以很清楚地看到，唇瓣仅分布有限的化学感受器，且这些感受器只发现于唇瓣的上部(Xia *et al.*, 2006)。

对厩螫蝇、西方角蝇触角的抗体染色表明，Orco 蛋白分布于触角鞭节的细胞体及大量伸入到触角感器的嗅感神经元的树突中。与蚊子不同，Orco 蛋白在厩螫蝇、西方角蝇触角的毛形、锥形、棒状感器中均有分布(Olafson, 2013)。

对中华蜜蜂 Orco 蛋白定位结果显示，Orco 在采集蜂触角鞭节上大量表达(尤其在触角鞭节第 1 亚节中表达量较高)，而且常成对出现，并主要在触角的毛形感器和板形感器的神经元中表达(张林雅等, 2012)。

3 结构与功能

基因突变、异源表达、RNA 干扰等是分析嗅觉受体功能的有效方法。

Larsson 等(2004)采用基因打靶技术将果蝇的 Orco 基因敲除，结合细胞生物学、电生理学和行为分析等技术研究了果蝇 Orco 基因的功能，研究结果表明，Orco 基因在果蝇的嗅觉识别过程中发挥关键作用。敲除 Orco 基因的果蝇突变体幼虫丧失了对大多数供试气味的趋化性，由气味激起的成虫行为和电生理学反应遭到破坏，转基因营救后，嗅觉反应又恢复正常。采用 RNAi 技术，向赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 的蛹体内注射 Orco（TcOr1）的双链 RNA（dsRNA）干扰 Orco 基因的表达，引起赤拟谷盗成虫对拟谷盗属聚集信息素的感受能力下降(Engsontia *et al*., 2008)。采用同样方法，注射 Orco (TcOr1) dsRNA 的黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* 的蛹羽化后的成虫丧失了对十字花科蔬菜的偏好性，失去了对气味刺激物的趋向或忌避反应(Zhao *et al*., 2011)。利用 GAL4-UAS 系统，在果蝇 Orco 基因突变体的神经元中表达冈比亚按蚊、地中海实蝇及美洲棉铃虫的 Orco 基因，可使突变体恢复正常的嗅觉反应(Jones *et al*., 2005)。家蚕 Orco 与在家蚕雄虫触角中特异表达的感受性信息素蚕蛾醇的嗅觉受体 BmOr1 共表达，保证 BmOR1 的功能表达。将家蚕、果蝇、烟芽夜蛾的 Orco 以及烟芽夜蛾的传统嗅觉受体 HR6 分别与家蚕的 BmOr1 受体在爪蟾卵母细胞中共表达，发现果蝇和烟芽夜蛾的 Orco 皆可提高 BmOr1 对蚕蛾醇的反应，而 HR6 没有此效果(Nakagawa *et al*., 2005)。这些研究表明，经过 25 000 万年(鳞翅目昆虫与双翅目昆虫分化的时间)的进化，Orco 基因的功能仍然很保守，由此也反映了该基因对昆虫嗅觉识别的重要性(Jones *et al*., 2005)。

虽然 Orco 在果蝇的嗅觉识别过程中发挥关键作用，但它本身不结合配体。在果蝇传统嗅觉受体 Or22a/b 基因突变体中，仅表达 Orco 的嗅感神经元对供试气味无反应(Dobritsa *et al*., 2003)。体外(*in vitro*)研究表明，在缺少 Orco 的情况下，一些在异源细胞内异位表达的传统嗅觉受体能感受气味，而且反应谱与体内(*in vivo*)观察到的相似，但效率很低(Wetzel *et al*., 2001; Sakurai *et al*., 2004)，与 Orco 共表达后，气味反应效率大大提高(Neuhaus *et al*., 2005; Nakagawa *et al*., 2005)，表明 Orco 不影响传统嗅觉受体的配体特异性，但能提高配体和受体相互作用的效率。

Orco 与传统嗅觉受体相互作用，促进传统嗅觉受体在神经元树突上准确定位并维持其稳定性。野生型果蝇中，传统嗅觉受体 Or22a/b 和 Or43b 蛋白定位于触角嗅感神经元的树突上，而敲除 Orco 基因的果蝇突变体中，Or22a/b 和 Or43b 不能在嗅感神经元树突上定位，转基因营救恢复 Orco 的功能后，Or22a/b 和 Or43b 的树突定位恢复正常。此外，在缺少 Orco 的情况下，传统嗅觉受体很不稳定，仅在神经元的细胞体中有微量检测到(Larsson *et al*., 2004)，但在缺少传统嗅觉受体的神经元中，Orco 的稳定性虽然受到一定影响，但能在神经元的树突上检测到(Benton *et al*., 2006)。

采用异源表达系统，在人胚胎肾细胞(human embryonic kidney cells, HEK293)中共表达果蝇的 Orco 和 Or43a 或 Or22a，通过生物发光共振能量转移(bioluminescence resonance energy transfer, BRET)分析发现 Orco 与传统嗅觉受体形成异二聚体(Or-Orco)，增强嗅觉受体的功能，传统嗅觉受体自身也能形成同聚体，但功能意义未知(Neuhaus *et al*., 2005)。体内研究表明，Or-Orco 复合体是昆虫嗅觉感受的基本分子单位，Orco 是功能性嗅觉受体不可缺少的组成部分(Benton *et al*., 2006)，与体外研究结果(Neuhaus *et al*., 2005)不同，在体内没有 Orco 的神经元中，传统嗅觉受体不能形成同聚体(Benton *et al*., 2006)。

脊椎动物的嗅觉受体属于 G 蛋白偶联受体(G protein-coupled receptors, GPCRs)超家族，具有 7 个跨膜区，N 末端位于细胞质膜外，C 末端位于细胞质膜内(Wistrand *et al*., 2006)。由于昆虫的嗅觉受体也含有 7 个跨膜区，所以长期以来昆虫的嗅觉受体被认为具有与 G 蛋白偶联受体相同的结构。但近几年用 HMMTOP, TMHMM 和 TMpred 等软件(Benton *et al*., 2006; Smart *et al*., 2008)对昆虫的 Orco 及其他嗅觉受体的结构进行预测发现，昆虫的嗅觉受体与典型的 G 蛋白偶联受体结构不同，表现在它们的 N 末端位于细胞质膜内，C 末端在细胞质膜外(图 1)，β-半乳糖苷酶融合(β-galactosidase β-gal fusion technique)(Benton *et al*., 2006)和糖基化作用图谱(glycosylation mapping)(Lundin *et al*., 2007)等试验证实了预测结果的正确性。昆虫嗅觉受体的 C 末端区域很保守，Orco 与传统嗅觉受体即通过此区域相互联系，如果蝇的 Orco 与传统嗅觉受体 Or43a 和 Or22a 的 IC3(连接跨膜区 6 和 7 的胞内环)相互作用，但不与其他区域结合(Benton *et al*., 2006)。IC3 在不同昆虫中几乎完全一致，这可以解释为何来自不同昆虫的 Orco 能代替果蝇的

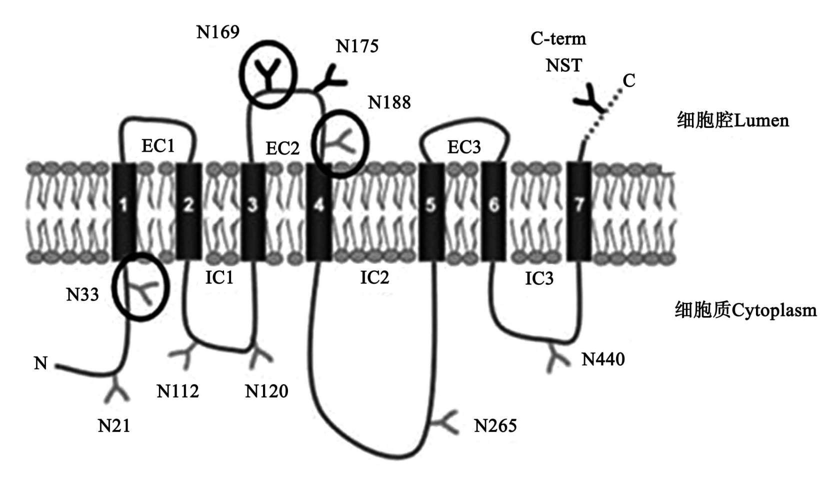


图 1 预测的 Orco 拓扑结构(引自 Lundin *et al.*, 2007)

Fig. 1 Predicted topology of Orco (adopted from Lundin *et al.*, 2007)

数字 1 ~7 表示 7 个跨膜区。Numbers 1 –7 represent seven transmembrane regions. EC1 – EC3: 3 个胞外环 Three extracellular loops; IC1 – IC3: 3 个胞内环 Three intracellular loops.

Orco 行使功能(Jones *et al.*, 2005)。

气味感受过程中，嗅觉受体的作用是将化学信号转化为电信号。脊椎动物的嗅觉受体是 G 蛋白偶联受体，依赖第二信使激活离子通道(Kaupp, 2010)。昆虫嗅觉受体的信号转导机制目前还不是很明确。昆虫嗅觉受体的膜拓扑结构与脊椎动物相反，其信号转导机制可能不同于脊椎动物。2008 年同时发表于《Nature》上的两项研究(Sato *et al.*, 2008; Wicher *et al.*, 2008)均认为昆虫的 Or-Orco 复合体形成一种新型的配体门控离子通道，但 Sato 等(2008)在试验过程中，未发现 G 蛋白或细胞内信使如 cAMP、cGMP 或肌醇-1, 4, 5-三磷酸参与信号转导，而 Wicher 等(2008)研究认为，高浓度气味直接激活离子通道，而在低浓度气味下，Or 通过 G 蛋白激活 cAMP 的合成，进而激活 Orco，成为门控离子通道。尽管“Or-Orco 复合体形成一种新型的配体门控离子通道”已成共识，但复合体中 Or 和 Orco 的功能，还未有一致的看法。Wicher 等(2008)认为在缺少传统嗅觉受体(Or)的情况下，Orco 可作为环核苷酸活性阳离子通道，Jones 等(2011)的研究支持这一模型，他们发现，在缺少传统嗅觉受体(Or)的异源细胞中，Orco 的兴奋剂 VUAA1 能激活 Orco 的表达；但 Nichols 等(2011)研究认为 Or-Orco 复合体中的 Or 和 Orco 对该复合体的通透性均有作用，Nakagawa 等(2012)的研究也支持这一观点，且认为 Or 和 Orco 的 C 末端的氨基酸残基对 Or-Orco 的通道功能具有重要作用。

4 小结与展望

昆虫的非典型嗅觉受体 Orco 不同于传统嗅觉受体，其氨基酸序列在不同昆虫间高度保守，且在大多数嗅感神经元中表达。Orco 与传统嗅觉受体形成复合体 Or-Orco，促进传统嗅觉受体在神经元树突上的定位并维持其稳定性，提高传统嗅觉受体对气味反应的效率，但它本身不与气味配体结合。昆虫的 Orco 和传统嗅觉受体的膜拓扑结构不同于脊椎动物，其 N 末端位于细胞质膜内，C 末端在细胞质膜外，Orco 与传统嗅觉受体通过保守的 C 末端区域相互作用。

虽然有关 Orco 的研究取得了很大进展，但还存在一些未探明或有争议的问题有待进一步研究。

(1) Orco 是否是昆虫感受气味所必须的。Benton 等(2006)通过对果蝇 Orco 与传统嗅觉受体 Or43a 和 Or22a 的相互作用研究认为 Orco 是功能性嗅觉受体不可缺少的组成部分。但免疫荧光定位发现，尽管冈比亚按蚊和埃及伊蚊的凹槽钉形感器对多种气味敏感，而且已知部分气味是在寄主寻找过程中起作用的种间信息素(Meijerink *et al.*, 2001)，但在蚊子的凹槽钉形感器中没检测到 Orco 蛋白(Melo *et al.*, 2004; Pitts *et al.*, 2004; Xia *et al.*, 2006)；另外，虽然果蝇的 Orco 突变体(Larsson *et al.*, 2004)以及 RNAi 介导的 Orco 沉默(Neuhaus *et al.*, 2005)都对果蝇的嗅觉产生显著影响，但并非所有的嗅感神经元都共表达 Orco 和传统嗅觉受体

蛋白(Clyne *et al.*, 1999; Vosshall *et al.*, 1999)，这些结果表明昆虫中可能存在另一种不依赖于 Orco 的嗅觉信号转导途径(Xia *et al.*, 2006)。最近的一些研究(Benton *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2010; Rytz *et al.*, 2013)证实了这种推测。Benton 等(2009)首次报道在果蝇的嗅感神经元中发现一类新型嗅觉受体，命名为离子型受体(ionotropic receptors，IRs)。IRs 在既没有嗅觉受体也没有味觉受体表达、但对多种不同气味有反应的感觉神经元中表达。在不同的嗅感神经元中异位表达 IRs，可使嗅感神经元对异源气味产生反应。

(2)Orco 在非嗅觉器官中表达的意义。Orco 基因除了在昆虫的主要嗅觉器官触角和下颚须中表达外，还在含有味觉感受器的组织如足、喙、雌虫产卵器等部位检测到。RT-PCR 和免疫定位研究表明，Orco 的 mRNA 和蛋白在冈比亚按蚊、埃及伊蚊、致倦库蚊喙的感觉神经元中有表达(Melo *et al.*, 2004; Pitts *et al.*, 2004; Xia *et al.*, 2006)。冈比亚按蚊的形态和电生理学研究发现位于唇瓣上的感觉器官是接触性化学感受器(McIver, 1982)，此外，黑腹果蝇和其他双翅目昆虫的唇瓣有味觉功能(Mitchell, 1999; Pitts *et al.*, 2004)且与冈比亚按蚊的唇瓣在结构上同源，因此 Orco 可能在味觉感受中起作用，而且这种可能的味觉功能不是蚊子特有的(Pitts *et al.*, 2004)，因为在烟芽夜蛾的喙中也检测到 Orco 的表达(Krieger *et al.*, 2002)。此外，Orco 的 mRNA 还在冈比亚按蚊、埃及伊蚊、致倦库蚊的足中表达(Melo *et al.*, 2004; Pitts *et al.*, 2004; Xia *et al.*, 2006)，这似乎又为 Orco 的味觉功能提供了证据，因为迄今为止，味觉受体仍然是唯一的在黑腹果蝇足中表达的化学感受受体分子，足的跗节含有味觉感受器(Dunipace *et al.*, 2001; Scott *et al.*, 2001)，而且 Orco 基因的启动子能驱动 GFP 报告基因在足跗节和翅边缘的感觉器官中表达(Kalidas and Smith, 2002)。闹羊花素Ⅲ是一种非挥发性植物次生物质，能强烈抑制多种昆虫的产卵活性，Dong 等(2012)通过 RNAi 技术使斜纹夜蛾的 Orco 基因表达下调后，成虫在闹羊花素Ⅲ处理的甘蓝菜叶上的产卵量与对照相比显著增加，说明 Orco 在识别非挥发性植物次生物质闹羊花素Ⅲ中具有重要作用，但斜纹夜蛾 Orco 基因仅在雌雄成虫的触角中特异性表达，在足、喙、翅、雌虫产卵器中均无表达，这种表达与功能的关系使人推测：斜纹夜蛾的触角中可能具有味觉感受器，有味觉受体。果蝇触角第 3 节的神经细胞中有 3 个味觉受体(Gr21a，Gr10 和 Gr63a)表达，这种表达模式暗示味觉受体可能发挥了嗅觉作用(孙乐娜等，2009)，但 Benton 等(2006)研究发现，果蝇 Orco 的 IC3 与传统嗅觉受体的 IC3 相互作用，而不与味觉受体 Gr21a 相互作用。因此，Orco 是否具有味觉作用，如果具有味觉作用，其作用机制是什么，需进一步研究。

Orco 基因的表达除了在昆虫的化学感受器官中检测到外，在一些昆虫的胸、腹等部位也检测到(Lu *et al.*, 2009; 张林雅等，2012; 葛星等，2013; Olafson, 2013)，其在这些部位表达的意义有待于研究。

(3)Orco 在生物中的分布。目前 Orco 主要发现于昆虫中，已从昆虫纲的双翅目(Diptera)、鳞翅目(Lepidoptera)、膜翅目(Hymenoptera)、鞘翅目(Coleoptera)、同翅目(Homoptera)、虱目(Anoplura)(http://flybase.org/)、直翅目(Orthoptera)(Yang *et al.*, 2012)、半翅目(Hemiptera)(Hull *et al.*, 2012)等 8 个目 40 余种昆虫(Stengl and Funk, 2013)中鉴定出该气味受体，非昆虫纲节肢动物中仅在肩突硬蜱 *Ixodes scapularis* 中发现(http://flybase.org/)，其他节肢动物中是否存在 Orco 需要进一步研究确定。

(4)Orco 基因的表达及氨基酸组成是否存在种内多态性。对果蝇嗅觉和味觉受体的研究发现，嗅觉和味觉受体基因的表达变化及氨基酸多态性会使昆虫对相应配体的敏感性发生变化，如：嗅觉受体 Or43a 的超表达降低了黑腹果蝇对果实挥发物苯甲醛的驱避反应，表明一个受体基因表达的简单变化会产生生态上有趣的表型(Störtkuhl *et al.*, 2005)；嗅觉受体 Or59b 的第 2 跨膜区一个氨基酸的变化导致黑腹果蝇对 DEET(避蚊胺)不敏感(Pellegrino *et al.*, 2011)；黑腹果蝇味觉受体 Gr5a 基因核苷酸序列第 926 位上存在单核苷酸多态性(SNP)，导致其第 2 个胞内环上发生了氨基酸替换(苏氨酸替换为丙氨酸)，从而使果蝇对海藻糖的反应存在差异(Ueno *et al.*, 2001; Inomata *et al.*, 2004)。但目前还未见 Orco 基因的种内氨基酸多态性及表达差异的相关报道。Sakurai 等(2004)基于 RT-PCR 技术检测了 Orco 基因在家蚕雌雄成虫触角、足、翅、头部、胸部、腹部等器官、组织中的表达情况，结果是该基因仅在雌雄成虫的触角中表达，其他器官、组织中未检测到有表达；同样基于 RT-PCR 技术，

杨承远(2010)的检测结果不同于 Sakurai 等(2004)结果：Orco 基因除了在家蚕雌雄成虫触角中高量表达外，在雌雄成虫的足、翅、生殖器中也有微量表达。上述两项研究结果的差异是否与所用家蚕品种有关？不同家蚕品种的摄食性存在差异，其差异是否可能与 Orco 基因的组成或/和表达差异有关？这些均有待于进一步研究。

(5) 以 Orco 为靶标的害虫控制策略。鉴于 Orco 在昆虫嗅觉识别中的重要性，研究者提出以 Orco 为靶标的害虫防治设想(Larsson *et al.*, 2004; Benton *et al.*, 2006)。Jones 等(2011)首次发现了 Orco 的兴奋剂——VUAA1，此后，又发现了几种 Orco 的兴奋剂和抑制剂(Chen and Luetje, 2012; Jones *et al.*, 2012)，为以 Orco 为靶标的害虫防治提供了基础。但由于 Orco 的结构和功能在不同昆虫间高度保守，在以 Orco 为靶标进行害虫防治时，如何避免或减少对非靶标昆虫和益虫的影响是需要考虑的问题。

参考文献 (References)

Benton R, Sachse S, Michnick SW, Vosshall LB, 2006. Atypical membrane topology and heteromeric function of *Drosophila* odorant receptors *in vivo*. *PLoS Biol.*, 4(2): 240-257.

Benton R, Vannice KS, Gomez-Diaz C, Vosshall LB, 2009. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 136: 149-162.

Chen S, Luetje CW, 2012. Identification of new agonists and antagonists of the insect odorant receptor co-receptor subunit. *PLoS ONE*, 7(5): e36784.

Chen X, Wu ZN, Du YJ, Zhuge QC, 2011. Expression profiling of olfactory receptor gene in the tobacco cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(8): 881-886. [陈茜，吴仲南，杜永均，诸葛启钏，2011. 斜纹夜蛾嗅觉受体基因Ⅱ的表达谱分析. 昆虫学报，54(8): 881-886]

Clyne PJ, Warr CG, Freeman MR, Lessing D, Kim J, Carlson JR, 1999. A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron*, 22(2): 327-338.

Dobritsa AA, van der Goes van Naters W, Warr CG, Steinbrecht RA, Carlson JR, 2003. Integrating the molecular and cellular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Neuron*, 37: 827-841.

Dong X, Zhong G, Hu M, Yi X, Zhao H, Wang H, 2012. Molecular cloning and functional identification of an insect odorant receptor gene in *Spodoptera litura* (F.) for the botanical insecticide rhodojaponin III. *J. Insect Physiol.*, 59(1): 26-32.

Dunipace L, Meister S, McNealy C, Amrein H, 2001. Spatially restricted expression of candidate taste receptors in the *Drosophila* gustatory system. *Curr. Biol.*, 11: 822-835.

Elmore T, Ignell R, Carlson JR, Smith DP, 2003. Targeted mutation of a *Drosophila* odor receptor defines receptor requirement in a novel class of sensillum. *J. Neurosci.*, 23: 9906-9912.

Elmore T, Smith DP, 2001. Putative *Drosophila* odor receptor OR43b localizes to dendrites of olfactory neurons. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 31: 791-798.

Engsontia P, Sanderson AP, Cobb M, Walden KK, Robertson HM, Brown S, 2008. The red flour beetle's large nose: an expanded odorant receptor gene family in *Tribolium castaneum*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 38(4): 387-397.

Ge X, Zhang TT, He KL, Wang QY, Li YL, Wang ZY, 2013. Cloning and tissue expression profiling of the olfactory receptor co-receptor gene in adults of *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Acta Entomologica Sinica*, 56(3): 243-250. [葛星，张天涛，何康来，王勤英，李云龙，王振营，2013. 桃蛀螟成虫 Orco 嗅觉受体基因的克隆及组织表达谱分析. 昆虫学报，56(3): 243-250]

Hill CA, Fox AN, Pitts RJ, Kent LB, Tan PL, Chrystal MA, Cravchik A, Collins FH, Robertson HM, Zwiebel LJ, 2002. G protein-coupled receptors in *Anopheles gambiae*. *Science*, 298: 176-178.

Hull JJ, Hoffmann EJ, Perera OP, Snodgrass GL, 2012. Identification of the western tarnished plant bug (*Lygus hesperus*) olfactory co-receptor Orco: expression profile and confirmation of atypical membrane topology. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 81(4): 179-198.

Inomata N, Goto H, Itoh M, Isono K, 2004. A single-amino-acid change of the gustatory receptor gene, *Gr5a*, has a major effect on trehalose sensitivity in a natural population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 167: 1749-1758.

Jones PL, Pask GM, Rinker DC, Zwiebel LJ, 2011. Functional agonism of insect odorant receptor ion channels. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108: 8821-8825.

Jones PL, Pask GM, Romaine IM, Taylor RW, Reid PR, Waterson AG, Sulikowski GA, Zwiebel LJ, 2012. Allosteric antagonism of insect odorant receptor ion channels. *PLoS ONE*, 7(1): e30304.

Jones WD, Nguyen TA, Kloss B, Lee KJ, Vosshall LB, 2005. Functional conservation of an insect odorant receptor gene across 250 million years of evolution. *Curr. Biol.*, 15: R119-R121.

Kalidas S, Smith DP, 2002. Novel genomic cDNA hybrids produce effective RNA interference in adult *Drosophila*. *Neuron*, 33: 177-184.

Kaupp UB, 2010. Olfactory signalling in vertebrates and insects: differences and commonalities. *Nat. Rev. Neurosci.*, 11: 188-200.

Krieger J, Grosse-Wilde E, Gohl T, Dewer YME, Raming K, Breer H, 2004. Genes encoding candidate pheromone receptors in a moth (*Heliothis virescens*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101: 11845-11850.

Krieger J, Klink O, Mohl C, Raming K, Breer H, 2003. A candidate olfactory receptor subtype highly conserved across different insect orders. *J. Comp. Physiol. A*, 189: 519-526.

Krieger J, Raming K, Dewer YME, Bette S, Conzelmann S, Breer H,

2002. A divergent gene family encoding candidate olfactory receptors of the moth *Heliothis virescens*. *Eur. J. Neurosci.*, 16: 619 –628.

Larsson MC, Domingos AI, Jones WD, Chiappe ME, Amrein H, Vosshall LB, 2004. *Or83b* encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* olfaction. *Neuron*, 43: 703 –714.

Liu C, Pitts RJ, Bohbot JD, Jones PL, Wang G, Zwiebel LJ, 2010. Distinct olfactory signaling mechanisms in the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae*. *PLoS Biol.*, 8(8): e1000467.

Lu B, Wang N, Xiao J, Xu Y, Murphy RW, Huang D, 2009. Expression and evolutionary divergence of the non-conventional olfactory receptor in four species of fig wasp associated with one species of fig. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 43.

Lundin C, Käll L, Kreher SA, Kapp K, Sonnhammer EL, Carlson JR, Heijne Gv, Nilsson I, 2007. Membrane topology of the *Drosophila* OR83b odorant receptor. *FEBS Lett.*, 581(29): 5601 –5604.

McIver, SB, 1982. Sensilla of mosquitoes (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.*, 19: 489 –535.

Meijerink J, Braks MAH, Van Loon JJA, 2001. Olfactory receptors on the antennae of the malaria mosquito *Anopheles gambiae* are sensitive to ammonia and other sweat-borne components. *J. Insect Physiol.*, 47: 455 –464.

Melo AC, Rützler M, Pitts RJ, Zwiebel LJ, 2004. Identification of a chemosensory receptor from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*, that is highly conserved and expressed in olfactory and gustatory organs. *Chem. Senses*, 29(5): 403 –410.

Mitchell BK, Itagaki H, Rivet MP, 1999. Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microsc. Res. Tech.*, 47: 401 –415.

Mitsuno H, Sakurai T, Murai M, Yasuda T, Kugimiya S, Ozawa R, Toyohara H, Takabayashi J, Miyoshi H, Nishioka T, 2008. Identification of receptors of main sex-pheromone components of three lepidopteran species. *Eur. J. Neurosci.*, 28: 893 –902.

Miura N, Nakagawa T, Tatsuki S, Touhara K, Ishikawa Y, 2009. A male-specific odorant receptor conserved through the evolution of sex pheromones in *Ostrinia* moth species. *Int. J. Biol. Sci.*, 5: 319 –330.

Miura N, Nakagawa T, Touhara K, Ishikawa Y, 2010. Broadly and narrowly tuned odorant receptors are involved in female sex pheromone reception in *Ostrinia* moths. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 40: 64 –73.

Nakagawa T, Pellegrino M, Sato K, Vosshall LB, Touhara K, 2012. Amino acid residues contributing to function of the heteromeric insect olfactory receptor complex. *PLoS ONE*, 7(3): e32372.

Nakagawa T, Sakurai T, Nishioka T, Touhara K, 2005. Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors. *Science*, 307: 1638 –1642.

Neuhaus EM, Gisselmann G, Zhang W, Dooley R, Stortkuhl K, Hatt H, 2005. Odorant receptor heterodimerization in the olfactory system of *Drosophila melanogaster*. *Nat. Neurosci.*, 8(1): 15 –17.

Ng M, Roorda RD, Lima SQ, Zemelman BV, Morcillo P, Miesenbock G, 2002. Transmission of olfactory information between three populations of neurons in the antennal lobe of the fly. *Neuron*, 36: 463 –474.

Nichols AS, Chen S, Luetje CW, 2011. Subunit contributions to insect olfactory receptor function: channel block and odorant recognition. *Chem. Senses*, 36: 781 –790.

Olafson PU, 2013. Molecular characterization and immunolocalization of the olfactory co-receptor Orco from two blood-feeding muscid flies, the stable fly (*Stomoxys calcitrans*, L.) and the horn fly (*Haematobia irritans irritans*, L.). *Insect Mol. Biol.*, 22(2): 131 –142.

Patch HM, Velarde RA, Walden KKO, Robertson HM, 2009. A candidate pheromone receptor and two odorant receptors of the hawkmoth *Manduca sexta*. *Chem. Senses*, 34: 305 –316.

Pellegrino M, Steinbach N, Stensmyr MC, Hansson BS, Vosshall LB, 2011. A natural polymorphism alters odour and DEET sensitivity in an insect odorant receptor. *Nature*, 478: 511 –514.

Pennisi E, 1999. Fruit fly odor receptors found. *Science*, 283 (5406): 1239.

Pitts RJ, Fox AN, Zwiebel LJ, 2004. A highly conserved candidate chemoreceptor expressed in both olfactory and gustatory tissues in the malaria vector *Anopheles gambiae*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101: 5058 –5063.

Qiao Q, Yuan GH, Li HC, Guo XR, Luo MH, 2008. Research advances in odorant receptors in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 51 (1): 75 –80. [乔奇，原国辉，李海超，郭线茹，罗梅浩，2008. 昆虫气味受体研究进展. 昆虫学报，51(1): 75 –80]

Robertson HM, Warr CG, Carlson JR, 2003. Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(Suppl. 2): 14537 –14542.

Rytz R, Croset V, Benton R, 2013. Ionotropic receptors (IRs): chemosensory ionotropic glutamate receptors in *Drosophila* and beyond. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 43(9): 888 –897.

Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, Mori H, Endo Y, Tanoue S, Yasukochi Y, Touhara K, Nishioka T, 2004. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkmoth *Bombyx mori*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(47): 16653 –16658.

Sato K, Pellegrino M, Nakagawa T, Nakagawa T, Vosshall LB, Touhara K, 2008. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature*, 452(7190): 1002 –1006.

Scott K, Brady R, Cravchik A, Morozov P, Rzhetsky A, Zuker C, Axel R, 2001. A chemosensory gene family encoding candidate gustatory and olfactory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 104: 661 –673.

Shen JM, Hu LM, Bin SY, Lin JT, 2011. Cloning and expression profiling of an olfactory receptor gene in *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54 (3): 265 –271. [申建梅，胡黎明，宾淑英，林进添，2011. 瓜实蝇嗅觉受体基因的克隆及表达谱分析. 昆虫学报，54(3): 265 –271]

Smart R, Kiely A, Beale M, Vargas E, Carraher C, Kralicek AV, Christie DL, Chen C, Newcomb RD, Warr CG, 2008. *Drosophila* odorant receptors are novel seven transmembrane domain proteins that can signal independently of heterotrimeric G proteins. *Insect*

Biochem. Mol. Biol., 8: 770 – 780.

Stengl M, Funk NW, 2013. The role of the coreceptor Orco in insect olfactory transduction. *J. Comp. Physiol. A*, 199(11): 897 – 909.

Störtkuhl KF, Kettler R, Fischer S, Hovemann BT, 2005. An increased receptive field of olfactory receptor Or43a in the antennal lobe of *Drosophila* reduces benzaldehyde-driven avoidance behavior. *Chem. Senses*, 30: 81 – 87.

Sun LN, Zhang HJ, Gong DP, Yang CY, Zhao P, 2009. Advances in the research of insect gustatory receptors. *Newsletter of Sericultural Science*, 29(3): 47 – 53. [孙乐娜, 张辉洁, 龚达平, 杨承远, 赵萍, 2009. 昆虫味觉受体研究进展. 蚕学通讯, 29(3): 47 – 53]

Ueno K, Ohta M, Morita H, Mikuni Y, Nakajima S, Yamamoto K, Isono K, 2001. Trehalose sensitivity in *Drosophila* correlates with mutations in and expression of the gustatory receptor gene *Gr5a*. *Curr. Biol.*, 11: 1451 – 1455.

Vosshall LB, Amrein H, Morozov PS, Rzhetsky A, Axel R, 1999. A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 96: 725 – 736.

Vosshall LB, Hansson BS, 2011. A unified nomenclature system for the insect olfactory coreceptor. *Chem. Senses*, 36: 497 – 498.

Vosshall LB, Wong AM, Axel R, 2000. An olfactory sensory map in the fly brain. *Cell*, 102: 147 – 159.

Wang X, Zhong M, Wen J, Cai J, Jiang H, Liu Y, Aly SM, Xiong F, 2012. Molecular characterization and expression pattern of an odorant receptor from the myiasis-causing blowfly, *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae). *Parasitol. Res.*, 110: 843 – 851.

Wanner KW, Anderson AR, Trowell SC, Theilmann DA, Robertson HM, Newcomb RD, 2007a. Female-biased expression of odorant receptor genes in the adult antennae of the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Mol. Biol.*, 16: 107 – 119.

Wanner KW, Nichols AS, Walden KK, Brockmann A, Luetje CW, Robertson HM, 2007b. A honey bee odorant receptor for the queen substance 9-oxo-2-decenoic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104 (36): 14383 – 14388.

Wicher D, Schäfer R, Bauernfeind R, Stensmyr MC, Heller R, Heinemann SH, Hansson BS, 2008. *Drosophila* odorant receptors are both ligand-gated and cyclic-nucleotide-activated cation channels. *Nature*, 452(7190): 1007 – 1011.

Wistrand M, Kall L, Sonnhammer EL, 2006. A general model of G protein-coupled receptor sequences and its application to detect remote homologs. *Protein Sci.*, 15: 509 – 521.

Xia Y, Zwiebel LJ, 2006. Identification and characterization of an odorant receptor from the West Nile virus mosquito, *Culex quinquefasciatus*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 36 (3): 169 – 176.

Yang CY, 2010. Genomic Structure, Expression and Function Analysis of the Odorant Receptor Family in the Silkworm, *Bombyx mori*. MSc Thesis, Southwest University, Chongqing. [杨承远, 2010. 家蚕嗅觉受体基因的结构、表达与功能初探. 重庆: 西南大学硕士学位论文]

Yang Y, Krieger J, Zhang L, Breer H, 2012. The olfactory co-receptor Orco from the migratory locust (*Locusta migratoria*) and the desert locust (*Schistocerca gregaria*): identification and expression pattern. *Int. J. Biol. Sci.*, 8(2): 159 – 170.

Zhang LY, Xie BH, Ni CX, Zhao L, Li HL, Shang HW, 2012. Cloning, expression and subcellular localization of the olfactory co-receptor Orco gene in the Chinese honeybee, *Apis cerana cerana* (Hymentoptera: Apidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55 (11): 1246 – 1254. [张林雅, 谢冰花, 倪翠侠, 赵磊, 李红亮, 商晗武, 2012. 中华蜜蜂 Orco 嗅觉受体基因的克隆、表达及亚细胞定位. 昆虫学报, 55(11): 1246 – 1254]

Zhang S, Zhang YJ, Su HH, Gao XW, Guo YY, 2009. Gene cloning and tissue-specific expression of an olfactory receptor in *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). *Scientia Agricultura Sinica*, 42(5): 1639 – 1645. [张帅, 张永军, 苏宏华, 高希武, 郭予元, 2009. 中红侧沟茧蜂非典型气味受体的克隆及组织特异性表达. 中国农业科学, 42(5): 1639 – 1645]

Zhang YF, Xiu WM, Yang DL, Dong SL, Liu YS, 2011. Tissue-specific expression and temporal and spatial expression of atypical odorant receptor gene *OR2* in *Spodoptera exigua* (Hübner). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 27(7): 231 – 235. [张逸凡, 修伟明, 杨殿林, 董双林, 刘玉升, 2011. 甜菜夜蛾非典型嗅觉受体基因 *OR2* 的组织特异性和时空表达. 中国农学通报, 27(7): 231 – 235]

Zhao YY, Liu F, Yang G, You MS, 2011. PsOr1, a potential target for RNA interference-based pest management. *Insect Mol. Biol.*, 20 (1): 97 – 104.

(责任编辑: 赵利辉)